NEUROPHYSIOLOGIE

A] Le réflexe myotatique

1) Définition :

C'est la contraction involontaire d'un muscle en réponse à son propre étirement.

2) Exemples :

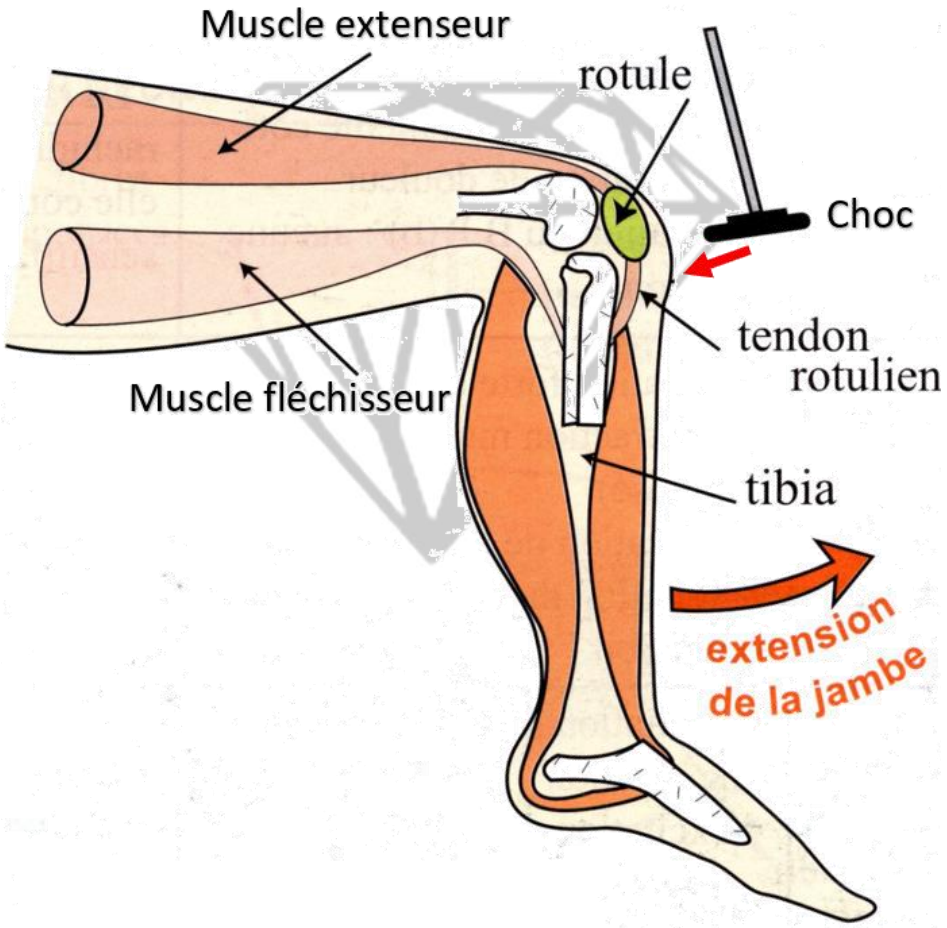
Le reflexe rotulien et achilléen.

3) Rôles :

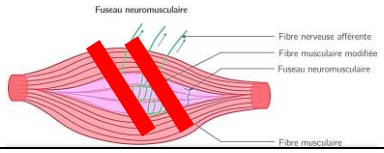
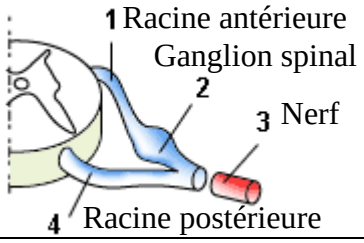
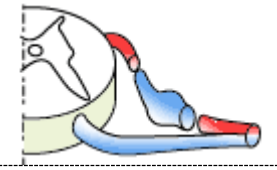
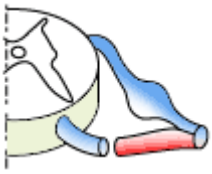
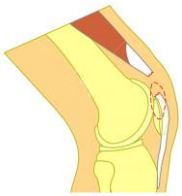
Ces reflexes interviennent dans le maintien de la posture (position du corps) et de l'équilibre.

4) Les différents éléments du reflexe myotatique :

Le reflexe myotatique met en jeu les éléments anatomiques suivants :



Représentation schématique de déroulement du reflexe myotatique

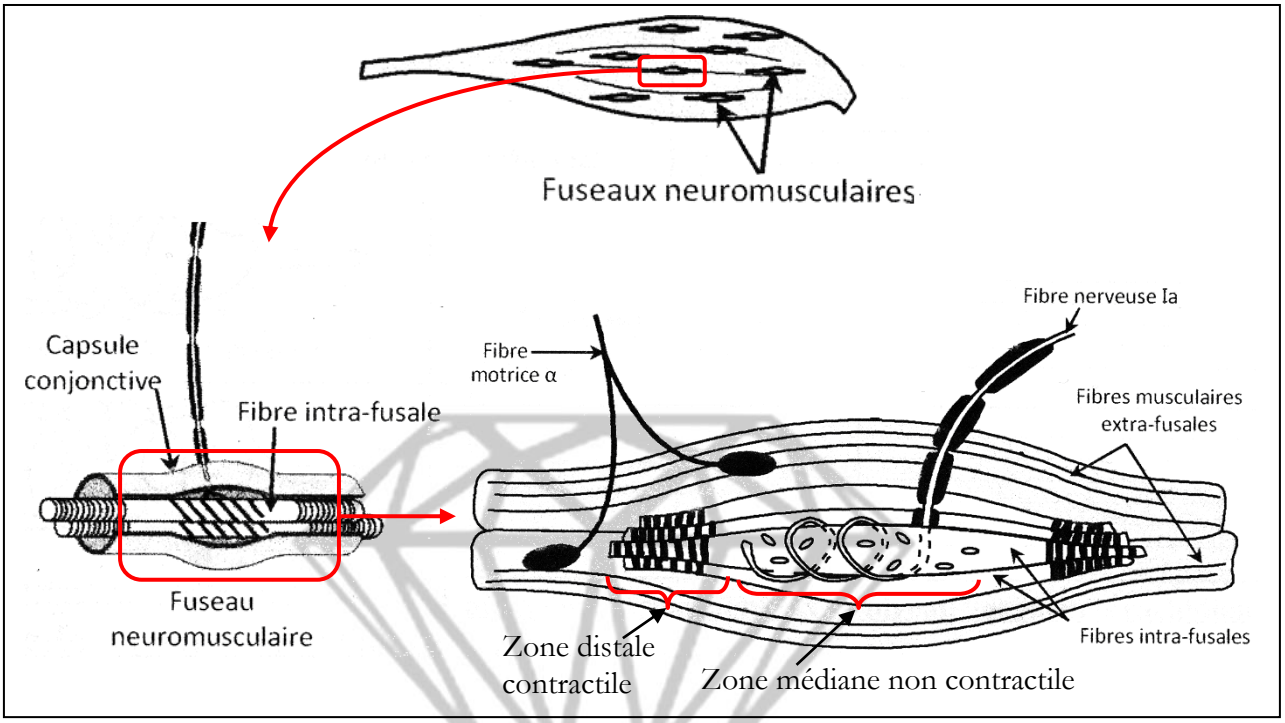
Expériences	Résultats	Conclusions
1- La dégénérescence pathologique du fuseau neuromusculaire. 	Disparition du reflexe myotatique	Le **récepteur sensoriel** de ce reflexe est le **fuseau neuromusculaire**.
2- Lésion de la partie inférieure de la moelle épinière.	Disparition du reflexe myotatique	Le **centre nerveux** de ce reflexe est la **moelle épinière**.
3- Section du nerf sciatique, innervant le membre inférieur. 	La région innervée par ce nerf perd toute sensibilité et toute motricité.	Les voies nerveuses (**sensitives** et **motrices**) de ce reflexe passe par le nerf rachidien (mixte).
4- a- Section de la racine postérieure du nerf rachidien de part et d'autre du ganglion spinal. 	La région innervée par ce nerf perd toute sensibilité mais garde sa motricité intacte.	La racine postérieure du nerf rachidien est une **voie sensitive.**
	Les fibres nerveuses dégénèrent de part et d'autre du ganglion spinal ainsi isolé.	Les corps cellulaires des fibres nerveuses sensitives se trouvent dans le ganglion spinal.
b- Stimulation du bout périphérique du côté du nerf	Aucune réaction des muscles du membre innervé n'est observée.	La racine postérieure représente une **voie sensitive afférente centripète**.
c- Stimulation du bout central du côté de la moelle épinière	Contraction des muscles du membre innervé par ce nerf.	
5- a- Section de la racine antérieure du nerf rachidien. 	La région innervée par ce nerf garde sa sensibilité intacte mais perd toute motricité.	La **racine antérieure** du nerf rachidien est **une voie motrice**.
	Les fibres nerveuses du bout périphérique dégénèrent.	Les corps cellulaires des fibres nerveuses motrices se trouvent dans la corne antérieure de la substance grise.
b- Stimulation du bout périphérique du côté du nerf	Contraction du muscle du membre innervé par ce nerf.	La racine antérieure représente une voie **motrice efférente centrifuge**.
c- Stimulation du bout central du côté de la moelle épinière	Aucune réaction des muscles du membre innervé n'est observée.	
6- Section des tendons reliant le muscle extenseur du membre inférieur aux os. 	Disparition du reflexe myotatique	L'effecteur du reflexe myotatique est le **muscle**.

a- Les fuseaux neuromusculaires :

C'est un récepteur sensoriel où nait le message nerveux à la suite de l'étirement du muscle. Il s'agit donc d'un **mécanorécepteur d'étirement**. Chaque fuseau neuromusculaire est constitué d'un groupe de fibres musculaires intrafusales entourées d'une capsule conjonctive.

Chaque fibre intrafusale est formée :

- d'une zone médiane non contractile autour de laquelle s'enroule une ramification d'une fibre nerveuse sensitive afférente de type **Ia**.
- de deux extrémités (zones distales) contractiles.



b- Les fibres sensitives afférentes Ia :

Ce sont les **dendrites** de neurones sensitifs ayant le corps cellulaire dans le ganglion spinal de la racine rachidienne dorsale. Ces fibres conduisent le message nerveux né dans les fuseaux neuromusculaires vers le centre nerveux : la moelle épinière. Elles empruntent la racine rachidienne dorsale ou postérieure.

c- La moelle épinière :

C'est le centre nerveux des réflexes myotatiques qui sont donc des **réflexes médullaires**.

Le message nerveux sensitif est transformé en message nerveux moteur puis envoyé vers le muscle.

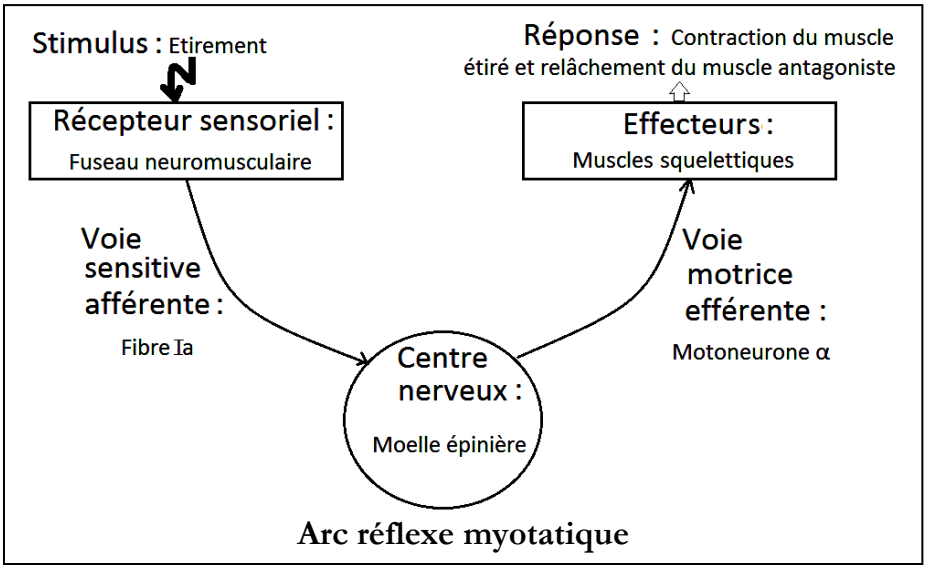
d- Des fibres nerveuses motrices efférentes α :

Ces fibres sont les **axones** des neurones moteurs ou **motoneurones α**, dont le corps cellulaire est situé dans la corne antérieure de la substance grise de la moelle épinière.

Elles empruntent la racine rachidienne ventrale ou antérieure, puis le nerf rachidien et transmettent le message moteur aux muscles concernés.

e- Les organes effecteurs :

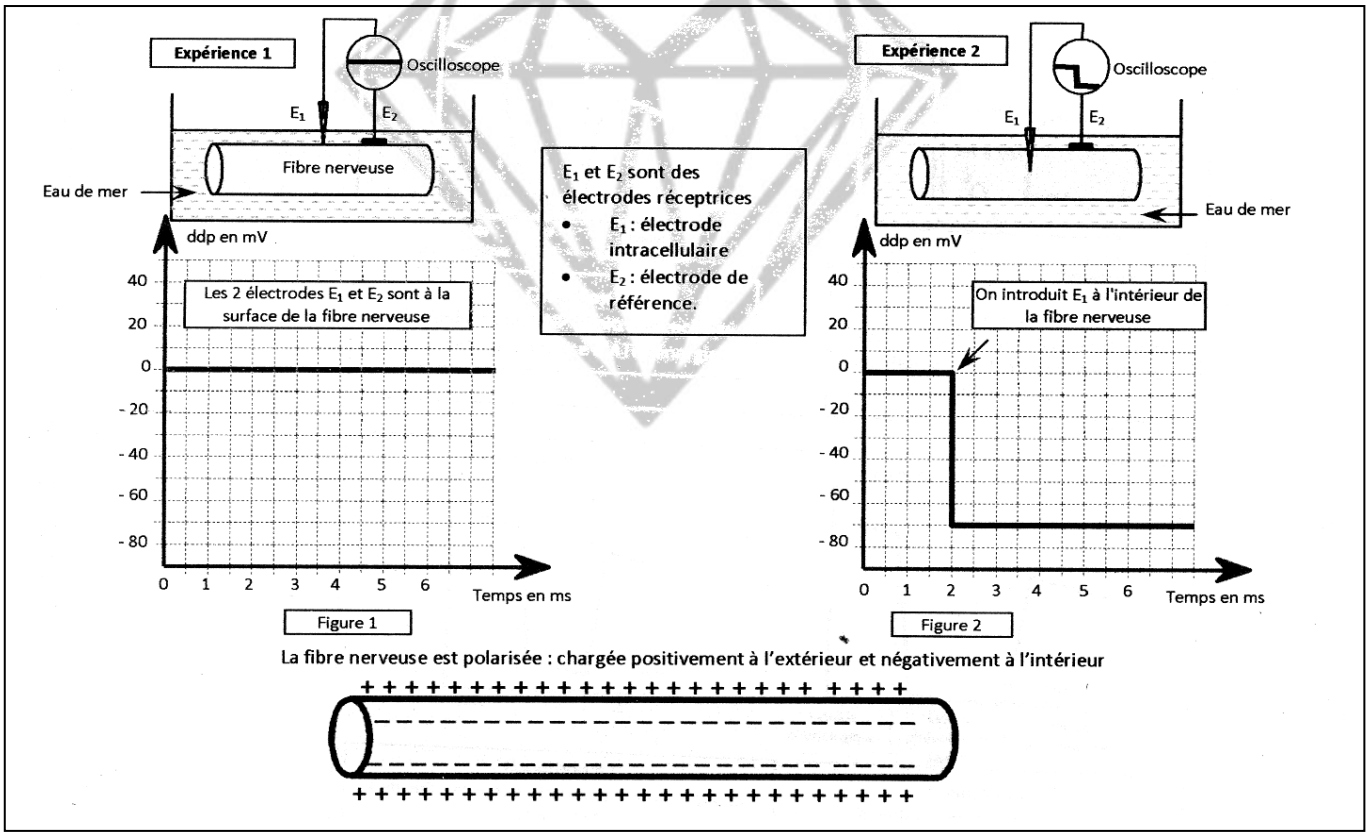
Ce sont les muscles, celui étiré et son antagoniste.



B] Le message nerveux

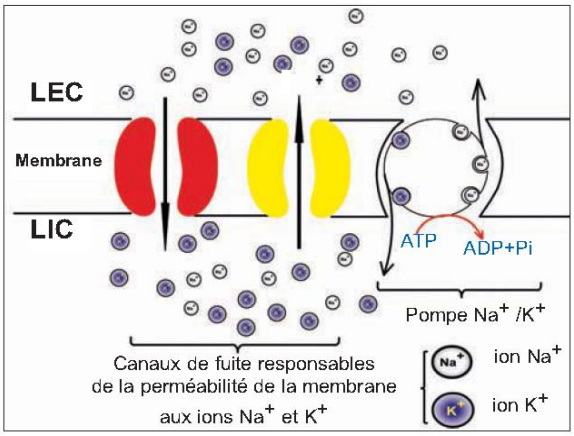
1- Nature et origine du message nerveux

a- Le potentiel de repos (PR)



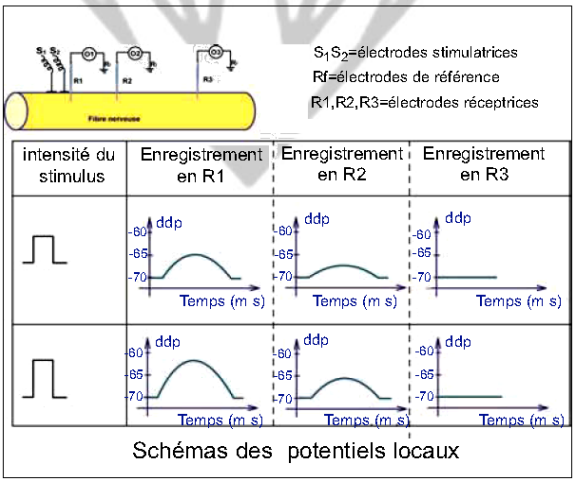
La membrane cellulaire au repos est **polarisée**. En l'absence d'excitation, le neurone est caractérisé par l'existence d'une différence de potentiel (d.d.p) électrique entre la face interne et la face externe de sa membrane : c'est le **potentiel de repos** ou **potentiel de membrane ou bien potentiel transmembranaire**, il est de l'ordre de -70 millivolts. Il est exprimé **négativement** parce que l'intérieur du neurone est négatif par rapport à l'extérieur qui est positif.

b- Origine du potentiel de repos



Le potentiel de repos s'explique par la répartition inégale des ions Na^+ et K^+ de part et d'autre de la membrane du neurone.
Le milieu intracellulaire est très concentré en K^+ celui extracellulaire est très concentré en Na^+. La membrane du neurone est **perméable** à ces ions grâce aux canaux de fuite de Na^+ et K^+. Donc par un **transport passif** suivant le **gradient de concentration**, Na^+ n'arrête pas d'entrer et K^+ n'arrête pas de sortir chacun par ses canaux de fuite.
Cette perméabilité passive de la membrane aux ions Na^+ et K^+ ne suffit pas pour expliquer la différence de concentration **constante** de ces ions de part et d'autre de la membrane.
Le **maintien** de cette **inégalité** de concentration aux ions Na^+ et K^+ est assuré par l'action de la **pompe Na^+ / K^+**. C'est une enzyme qui traverse la membrane, capture **trois ions Na^+** situés à l'intérieur et les expulse vers l'extérieur, de même, elle capte **deux ions K^+** de l'extérieur et les ramène à l'intérieur.
Ce transport se fait **contre le gradient de concentration** de ces ions, il nécessite de l'énergie sous forme d'ATP, il s'agit donc d'un **transport actif**. C'est pourquoi cette pompe est dite **ATPase**.

c- Le potentiel local :



Schémas des potentiels locaux

Lorsqu'on stimule, par des électrodes reliées à un générateur de courant électrique, une fibre nerveuse isolée, avec des intensités croissantes, on enregistre à l'aide d'une microélectrode reliée à l'oscilloscope et **proche** des électrodes stimulatrices, des dépolarisations dont l'amplitude croit avec l'intensité de la stimulation et qui se propagent sur une très courte distance en diminuant d'amplitude en fonction de la diminution de l'intensité du champ électrique créé par la stimulation : ce sont des **potentiels locaux**.
Ainsi un **potentiel local** ou une **réponse locale** :

- est **non propageable** ou **dégradable** ou **à décrément spatial** ou **décrémentiel**,
- ne possède **pas de seuil** de stimulation,
- est **graduable**, …

d- Le potentiel d'action (PA)

Si l'intensité de stimulation atteint ou dépasse une valeur-seuil (**intensité liminaire= intensité seuil**), on enregistre une variation de potentiel appelée : **potentiel d'action** formé de trois phases :

- **phase de dépolarisation** pendant laquelle la négativité interne diminue, s'annule et devient positivité (+30 mV). (ABC)
- **phase de repolarisation** pendant laquelle la positivité interne diminue, s'annule et devient négativité (-70 mV). (CD)
- **phase d'hyperpolarisation** pendant laquelle la négativité interne augmente puis revient à sa valeur initiale du PR (-70 mV). (DE)

Le **PA** a les caractéristiques suivantes :

• **amplitude constante** de l'ordre de 100 millivolts : de -70 mV à +30 mV.

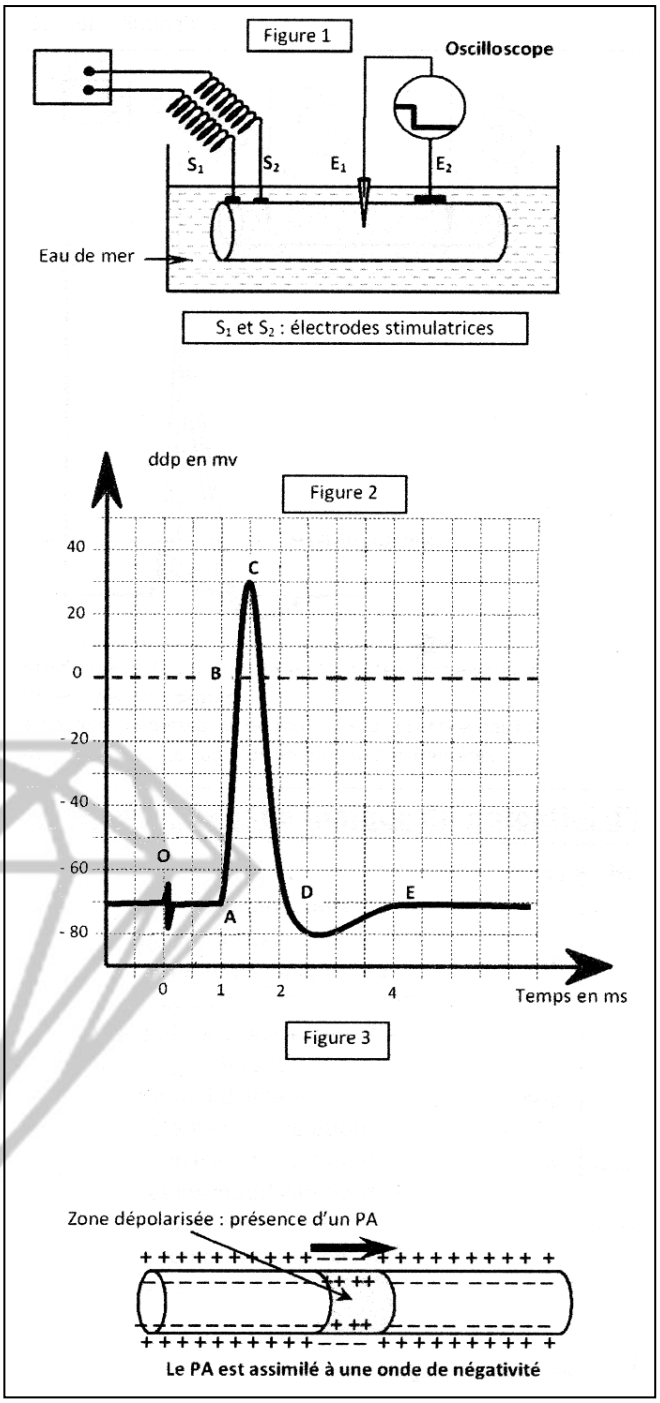
• **durée constante** d'environ 1 milliseconde.

• **vitesse constante** pour une fibre donnée de même nature.
(Elle varie de 30 ms^{-1} à 100 ms^{-1}).

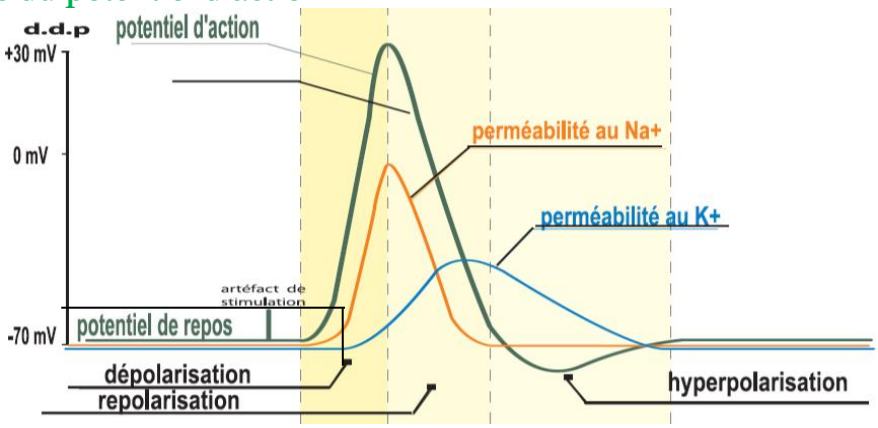
• **possède un seuil** : il se produit chaque fois que la dépolarisation provoquée par la stimulation fait atteindre au potentiel de membrane une valeur seuil dite le **seuil de potentiel = -50 mV**.

• **obéît à la loi de tout ou rien** ; avec une intensité < au seuil de stimulation (intensité infraliminaire), on obtient un potentiel local non propageable, mais avec une intensité ≥ au seuil de stimulation (intensité supraliminaire) on obtient d'emblée une réponse **maximale**, c'est-à-dire un PA dont l'amplitude est constante même si on augmente l'intensité de stimulation.

• **présente une période réfractaire** : la fibre nerveuse, après avoir été le siège d'un potentiel d'action suite à une stimulation efficace, ne peut réagir immédiatement à une nouvelle stimulation pendant quelques millisecondes.

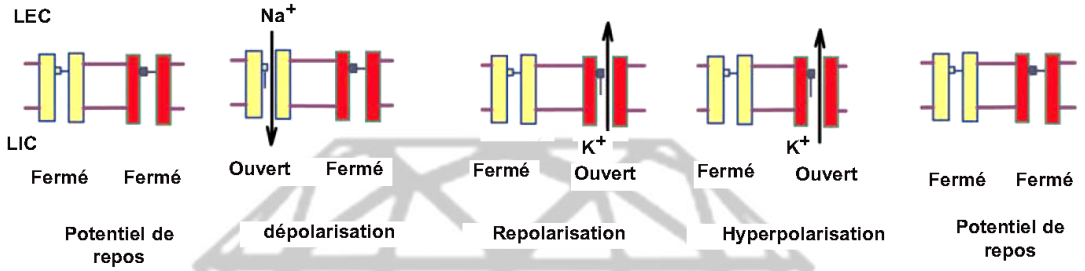


e- Origine ionique du potentiel d'action



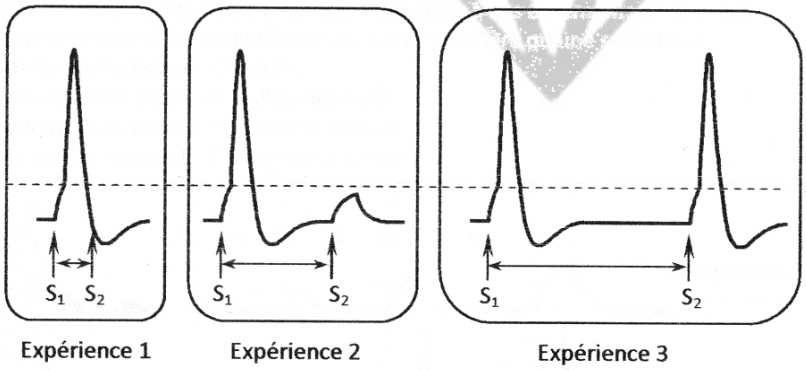
L'origine ionique du PA s'explique par un changement de structure moléculaire des protéines membranaires appelées canaux à Na^+ et à K^+ voltage-dépendants, suite à une variation du potentiel. Les phases du potentiel d'action correspondent à des modifications passagères de la perméabilité membranaire aux ions Na^+ et K^+.

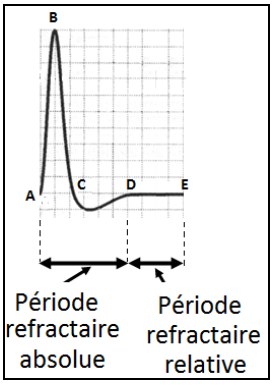
- Suite à une stimulation **efficace** dont l'intensité est **≥ seuil de stimulation**, le potentiel de la membrane atteint le **seuil de potentiel** (-50 mV), les canaux à Na^+ voltage-dépendants (CVD à Na^+) s'ouvrent permettant l'**entrée** d'un **flux passif et massif** d'ions **Na^+** à l'intérieur de la fibre, ce qui provoque sa **dépolarisation** de -70 mV à +30 mV, l'amplitude est d'emblée maximale. C'est la phase de **dépolarisation**.
- Lorsque le potentiel de la membrane atteint la valeur de +30 mV, les CVD à Na^+ se ferment et les CVD à K^+ s'ouvrent laissant **sortir** un **flux passif** d'ions **K^+** ; c'est la phase de **repolarisation.**
- Les canaux voltage-dépendants à K^+ **tardent à se fermer** à la fin de la phase de repolarisation, ce qui donne l'occasion aux ions **K^+** de **sortir en excès** après la fin de la repolarisation, ce qui explique la phase d'**hyperpolarisation**.



f- Explication de la période réfractaire :

Les canaux voltage dépendants au Na^+ se referment rapidement après la phase de dépolarisation et demeurent fermés puisque la membrane est hyper polarisée pendant un ou plusieurs millisecondes, ce qui explique l'existence de la période réfractaire pendant laquelle la membrane reste inexcitable.
Le retour à la polarisation normale de la membrane (potentiel de repos) se fait grâce à l'activité de la pompe Na^+/K^+ après l'hyperpolarisation.



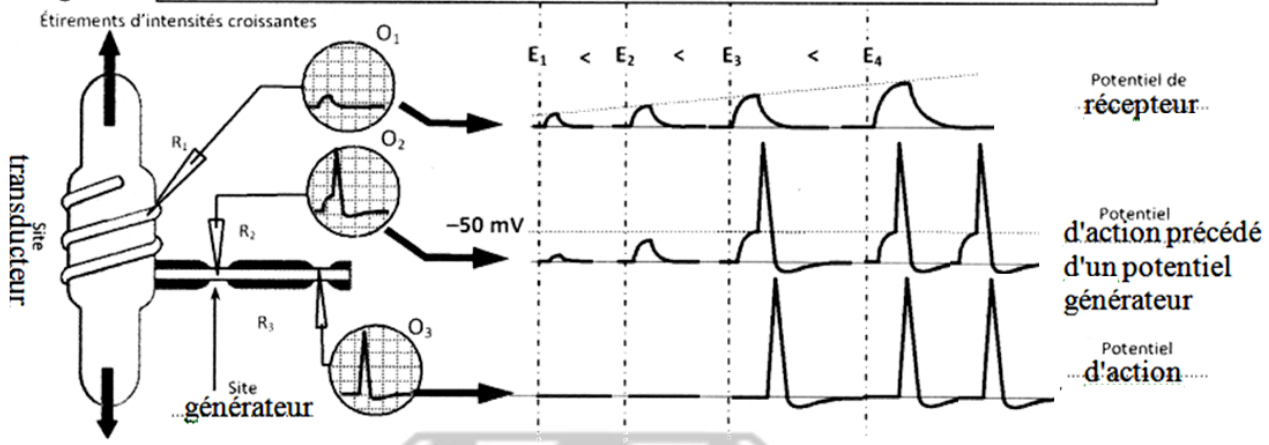


2- Naissance d'un message nerveux au niveau des récepteurs sensoriels :

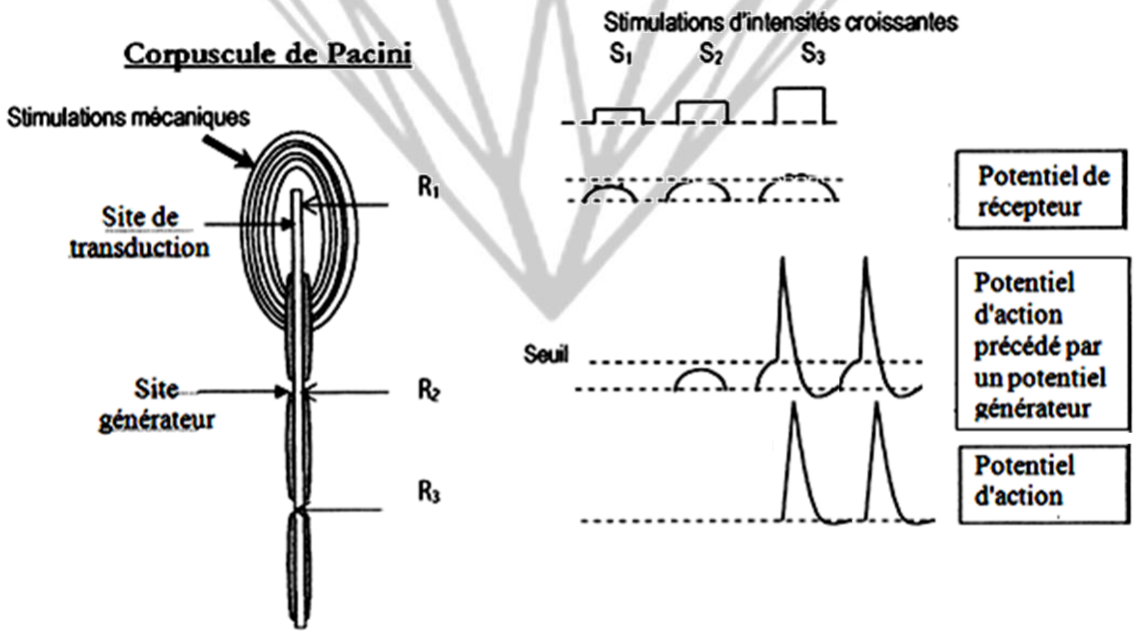
Dans l'organisme, le **message nerveux** prend naissance au niveau de certaines structures nerveuses qui sont les **récepteurs sensoriels**. Ces récepteurs sont des cellules nerveuses spécialisées, capables de détecter des stimulations provenant soit du milieu extérieur soit du milieu intérieur.
Chaque récepteur réagit à une stimulation de nature **spécifique**.
*Le **fuseau neuromusculaire** par exemple réagit à l'**étirement** (stimulus mécanique).
*Le **corpuscule de Pacini** est un 2ème exemple de récepteur sensoriel. Il est localisé dans la peau et réagit à la **pression** exercée sur la peau (stimulus mécanique). Il intervient dans la sensibilité tactile.
Le fuseau neuromusculaire et le corpuscule de Pacini sont dits des **mécanorécepteurs**.

On isole un fuseau neuromusculaire muni d'une fibre nerveuse sensitive.
On place ce fuseau dans un milieu convenable.
On introduit à différents endroits des électrodes réceptrices reliées à des oscilloscopes afin d'enregistrer des modifications de potentiels membranaires suites à des étirements d'intensités croissantes portées sur le fuseau. Pour la simplification, on ne considère qu'une seule fibre intrafusale à partir de la quelle part une dendrite.

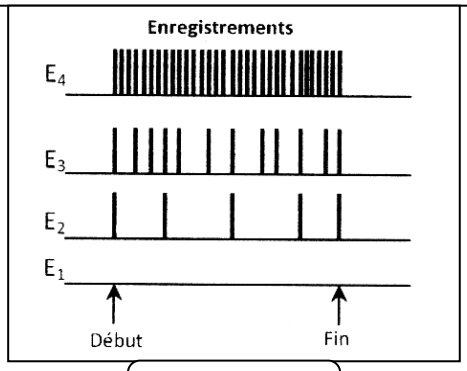
- R_1 est introduite à l'extrémité de la fibre nerveuse
- R_2 est introduite au niveau du 1er nœud de Ranvier
- R_3 est introduite au niveau du 2ème nœud de Ranvier



Fuseau neuromusculaire



Corpuscule de Pacini



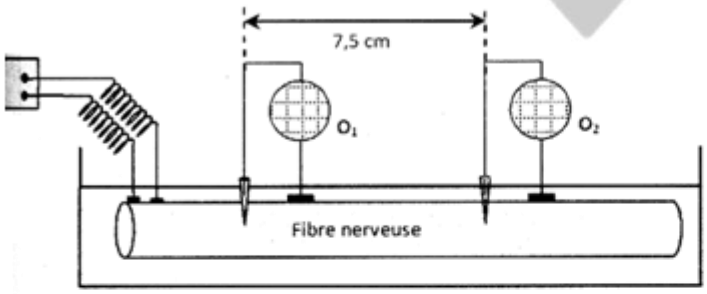
Quel que soit le récepteur sensoriel, il comprend un **site transducteur** sur lequel agit le stimulus **spécifique** et déclenche un **potentiel de récepteur** dont l'amplitude est proportionnelle à l'intensité du stimulus et qui se propage localement en s'amortissant.
Pour des stimulations efficaces, le potentiel de récepteur arrive au **site générateur** (le premier nœud de Ranvier) et donne un **potentiel générateur**, qui une fois il atteint le seuil de potentiel, déclenche un **potentiel d'action**.
Ainsi le récepteur sensoriel **convertit** l'énergie mécanique du stimulus en signaux électriques (potentiels de récepteur). Cette conversion s'appelle **transduction sensorielle**.
A partir du seuil, les stimulations du récepteur déclenchent, au niveau du site générateur, la naissance d'un **train de PA** identiques et dont la **fréquence** augmente avec l'intensité du stimulus. Cette fréquence correspond donc à une information **= intensité du stimulus**. On dit que le message nerveux sensoriel est codé en modulation de fréquence de potentiel d'action.
Donc le message nerveux est un train de PA codé en modulation de fréquence.

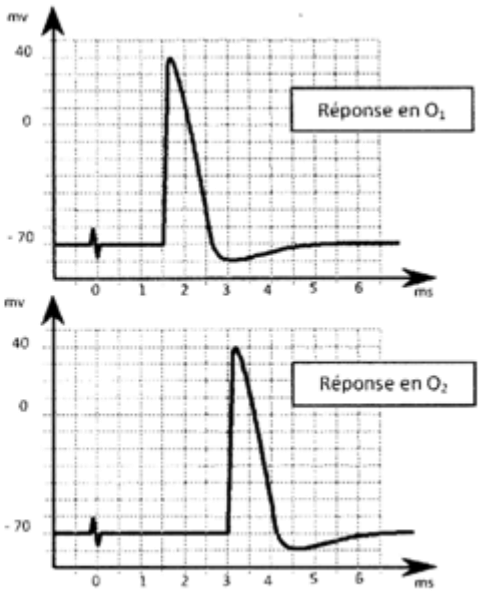
3- Propagation du message nerveux le long des fibres nerveuses :

a- Vitesse de propagation

$$V_{(m/s)} = \frac{d_{(m)}}{t_{(s)}}$$

- Une stimulation efficace (≥ seuil de stimulation) d'une fibre nerveuse en un point, donne naissance à un seul potentiel d'action qui se propage le long de cette fibre avec une vitesse constante.
- Cette vitesse est comprise entre 30 ms^{-1} et 100 ms^{-1} chez les mammifères.
- La vitesse est proportionnelle au diamètre des fibres nerveuses, les fibres de plus gros diamètre conduisent le message nerveux plus rapidement.
- La vitesse augmente avec la présence de la myéline. Elle est plus rapide au niveau des fibres myélinisées qu'au niveau des fibres amyélinisées.





Calculez la vitesse de propagation du potentiel d'action

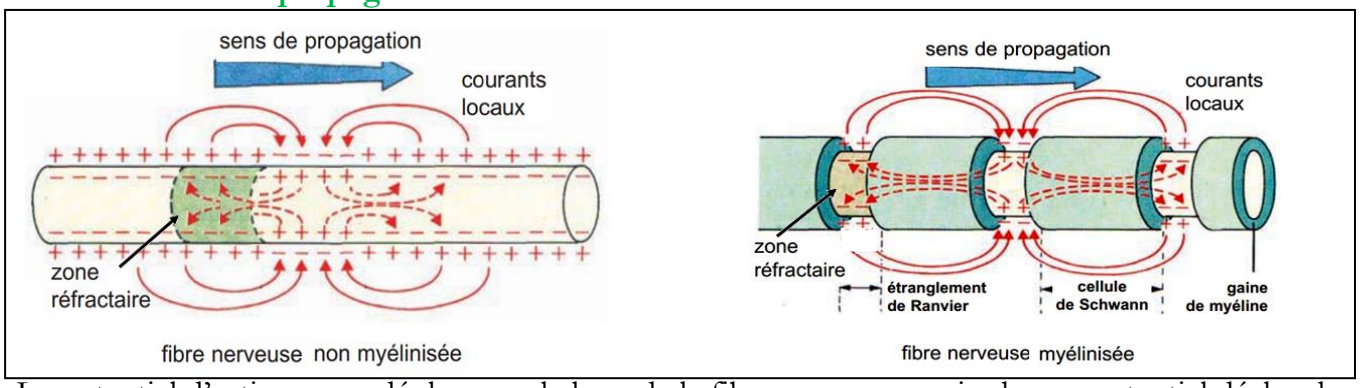
T1= 1,5 ms

T2= 3 ms Donc ΔT= 3 - 1,5 = 1,5 ms.

Δd = 7,5 cm = 75 mm

$$V = \frac{\Delta d}{\Delta T} = \frac{75.10^{-3}}{1,5.10^{-3}} = 50\ ms^{-1}$$

b- Mécanisme de la propagation du PA



Le potentiel d'action ne se déplace pas le long de la fibre nerveuse, mais chaque potentiel déclenche un autre par l'effet des **courants locaux**.

- Propagation du PA sur une fibre nerveuse amyélinisée :

L'existence du potentiel d'action en une zone de la fibre nerveuse crée entre cette zone et la zone voisine des **courants électriques locaux :** les charges positives sont attirées par les charges négatives voisines, ce qui entraîne une dépolarisation de la membrane de cette zone voisine par un déplacement électrique. Ainsi le PA est régénéré tout au long de la fibre nerveuse amyélinisée d'une façon continue. Il s'agit d'une **propagation continue de proche en proche**.

- Propagation du PA sur une fibre nerveuse myélinisée :

L'existence du potentiel d'action au niveau d'un nœud de Ranvier de la fibre nerveuse myélinisée, crée entre ce nœud et les nœuds voisins des **courants électriques locaux :** les charges positives sont attirées par les charges négatives voisines, ce qui entraîne une dépolarisation de la membrane des nœuds voisins par un déplacement électrique. Ainsi les charges électriques **sautent** d'un nœud de Ranvier aux nœuds voisins puisque la myéline est un isolant électrique et que les canaux ioniques voltage-dépendants sont localisés au niveau des nœuds de Ranvier. Donc le PA est régénéré tout au long de la fibre nerveuse myélinisée d'une façon discontinue. Il s'agit d'une **propagation discontinue saltatoire, plus rapide** que la propagation continue.

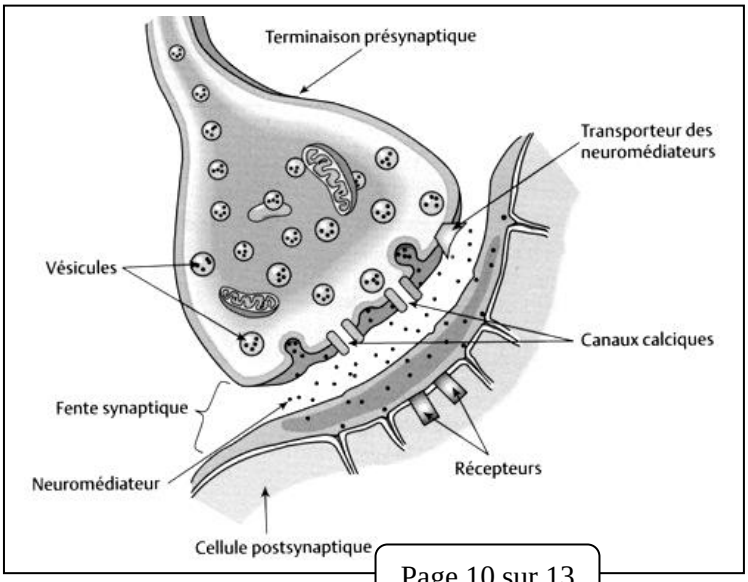
- propagation unidirectionnelle du potentiel d'action :

La zone qui vient d'être le siège du PA reste inexcitable pendant un bref instant, c'est la **période réfractaire** qui explique que le PA ne puisse pas revenir en arrière, on parle d'une **propagation unidirectionnelle du potentiel d'action**.

- Dans les conditions physiologiques normales de l'organisme, le sens de propagation du message nerveux suit toujours la même direction qui va à partir des dendrites au corps cellulaire et du corps cellulaire aux terminaisons de l'axone.

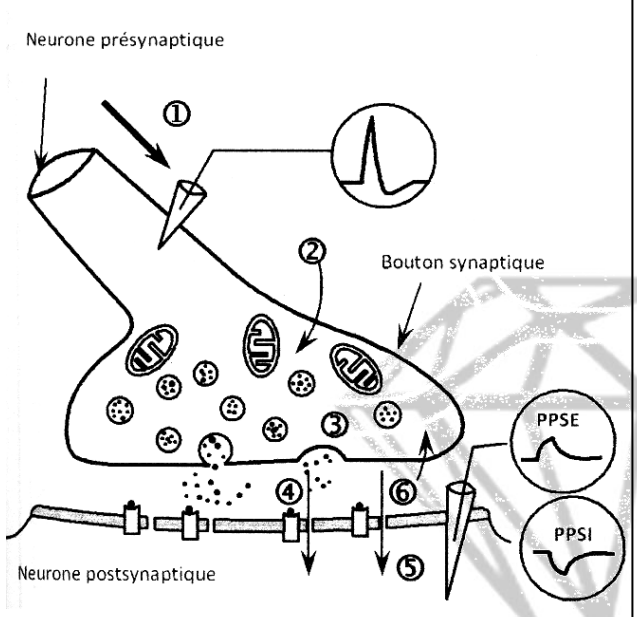
4- La transmission synaptique

a- Structure de la synapse neuro-neuronique



La synapse neuro-neuronique comporte :
• **Un élément présynaptique** : formé d'une terminaison nerveuse de l'axone du neurone présynaptique, c'est le **bouton synaptique** ou **bouton terminal.** Cette terminaison contient des **vésicules synaptiques** contenant une substance chimique impliquée dans la transmission du message nerveux et appelée **neurotransmetteur** ou **neuromédiateur** ou **médiateur chimique**.
• **Une fente synaptique** : espace séparant la membrane présynaptique et la membrane postsynaptique.
• **Un élément postsynaptique** : formé par la région membranaire **épaissie** et spécialisée du neurone postsynaptique. Elle contient des **récepteurs spécifiques** au neurotransmetteur libéré par l'élément présynaptique, ces récepteurs sont associés à des **canaux chimiodépendants** dont la nature dépend de la nature de la synapse.

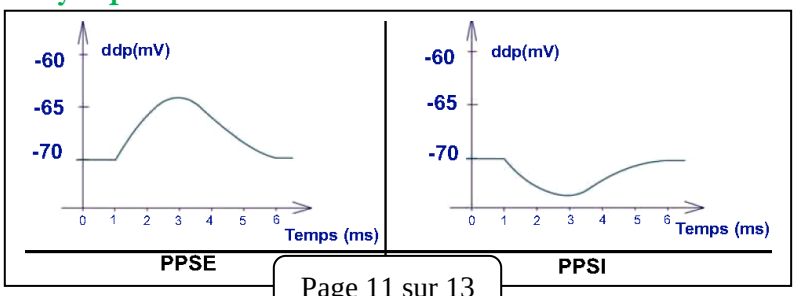
b- Le mécanisme de la transmission synaptique



1. Arrivée d'un potentiel d'action présynaptique.
2. Ouverture des canaux voltage dépendants à Ca^{2+} et diffusion des ions Ca^{2+} dans le milieu intracellulaire.
3. Ces ions Ca^{2+} déclenchent l'exocytose des vésicules présynaptiques (mobilisation d'ATP), puis ils sont expulsés par un transport actif.
4. Le neurotransmetteur libéré dans la fente synaptique se fixe sur des récepteurs de la membrane postsynaptique.
5. L'association neurotransmetteur-récepteur provoque l'ouverture des canaux ioniques chimiodépendants et la modification de la perméabilité membranaire vis-à-vis des ions $Na^+/K^+/Cl^-$ selon la nature de la synapse d'où la modification du potentiel transmembranaire : un potentiel post synaptique PPS prend naissance.
6. Le neurotransmetteur est rapidement éliminé de l'espace synaptique :
a- soit par recapture par le neurone présynaptique.
b- soit par hydrolyse enzymatique dans l'espace synaptique.

Le mécanisme de la transmission synaptique comporte la succession ou cascade des évènements :
• **arrivée du message nerveux** dans l'élément **présynaptique**, ce qui entraîne la dépolarisation de la membrane présynaptique et **l'ouverture des canaux calciques voltage-dépendants**.
• **entrée passive des ions Ca^{2+}** qui active la libération, dans la fente synaptique, du neurotransmetteur par **exocytose** des vésicules synaptiques.
• migration du neurotransmetteur vers la membrane postsynaptique puis sa **fixation sur les récepteurs spécifiques** de cette membrane, ce qui provoque **l'ouverture de canaux ioniques chimiodépendants**
• **mouvements ioniques** à travers ces canaux ce qui entraîne une modification du potentiel de la membrane postsynaptique appelée **potentiel postsynatique (PPS).**
• **l'inactivation rapide** du neurotransmetteur dans la fente synaptique interrompt la transmission synaptique. Cette inactivation se fait soit par hydrolyse enzymatique, soit par recapture à partir du bouton synaptique.

c- Synapse excitatrice et synapse inhibitrice



On distingue deux types de synapses neuroneuroniques selon l'effet du neurotransmetteur sur le neurone postsynaptique :

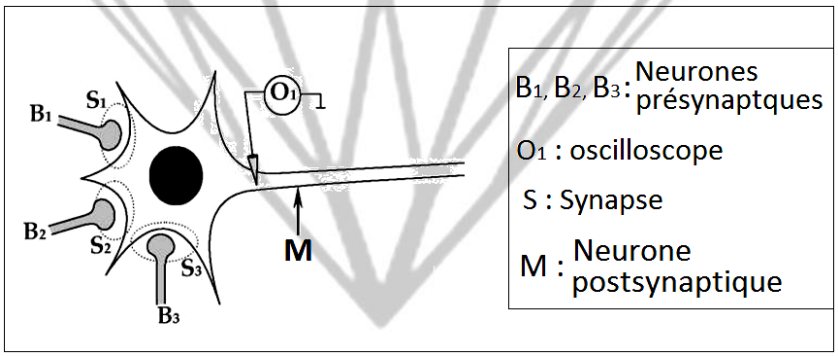
• **La synapse excitatrice** : la fixation du neurotransmetteur sur les récepteurs de la membrane postsynaptique provoque l'ouverture des **canaux chimiodépendants à Na^+** d'où **entrée** massive et passive d'ions **Na^+** dans le neurone postsynaptique ce qui provoque une légère **dépolarisation** du neurone postsynaptique appelée **potentiel postsynaptique excitateur** ou **PPSE**.
Le neurotransmetteur excitateur le plus fréquent est l'acétylcholine.

• **La synapse inhibitrice** : la fixation du neurotransmetteur sur les récepteurs de la membrane postsynaptique provoque l'ouverture des **canaux chimiodépendants à K^+ ou à Cl^-** d'où **entrée** des ions **Cl^-** dans le neurone postsynaptique ou **sortie** des ions **K^+**, ce qui provoque une **hyperpolarisation** du neurone postsynaptique appelée **potentiel postsynaptique inhibiteur** ou **PPSI**.
Le neurotransmetteur inhibiteur le plus fréquent est l'acide gamma-aminobutyrique (GABA).

5- L'intégration des PPS par le neurone postsynaptique

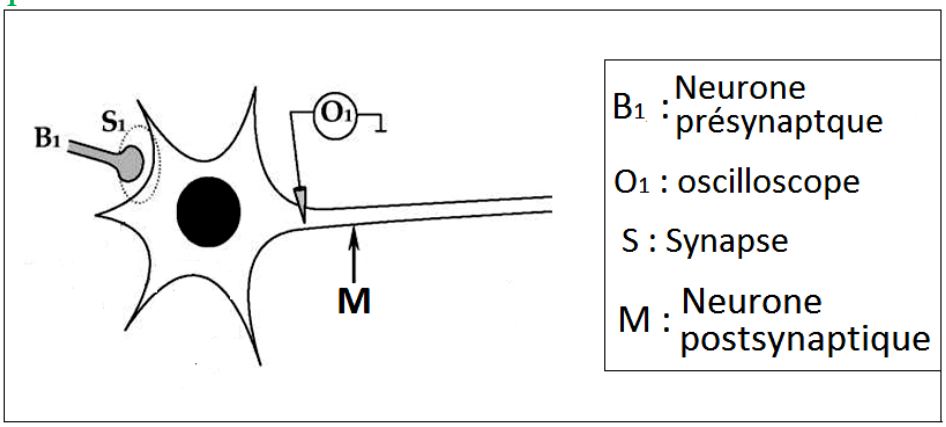
Dans les centres nerveux, chaque neurone postsynaptique peut recevoir des messages nerveux transmis, au niveau des synapses, par plusieurs autres neurones présynaptiques. Cette transmission se traduit par l'apparition au niveau du neurone postsynaptique de potentiels postsynaptiques ou PPS (PPSE et PPSI). Les PPSE et PPSI se propagent à la surface des dendrites et du corps cellulaire du neurone postsynaptique, de façon **passive** et en **diminuant d'amplitude** jusqu'au niveau du segment initial ou **cône axonique**. La diminution d'amplitude des PPS s'explique par la diminution de l'intensité du champ électrique en s'éloignant de la synapse.
Donc les PPS ne sont pas propageables. Les potentiels d'action ne peuvent être déclenchés qu'au niveau de ce segment initial de l'axone ou cône axonique du neurone postsynaptique.

Sommation spatiale



Lorsque **plusieurs neurones présynaptiques** transmettent leur message **simultanément** au même neurone postsynaptique par des synapses **excitatrices** et **inhibitrices**, le potentiel postsynaptique résultant a une amplitude égale à la **somme algébrique** des **PPS unitaires**. On parle dans ce cas de **sommation spatiale**. Si le PPS global qui résulte de cette somme atteint, au niveau du cône axonique, le seuil de potentiel, un potentiel d'action postsynaptique est déclenché et se propage le long du neurone postsynaptique.

Sommation temporelle



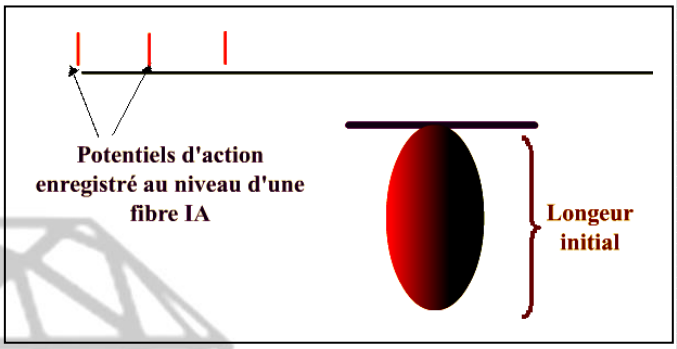
Lorsqu'un **même neurone présynaptique** transmet des potentiels d'action **très rapprochés** à un neurone postsynaptique par une synapse **excitatrice** ou **inhibitrice**, le PPS global résultant a une amplitude égale à la somme des PPS successifs provenant de la même synapse : on parle d'une **sommation temporelle** des PPS. Si le PPSE global résultant atteint au niveau du cône axonique, le seuil de potentiel, il déclenche un potentiel d'action qui se propage le long du neurone postsynaptique.

On appelle **intégration postsynaptique** ou **intégration nerveuse** la capacité que possède le neurone postsynaptique de sommer temporellement et spatialement, tous les PPSE et les PPSI qui lui parviennent des neurones présynaptiques. Si la somme algébrique obtenue est égale ou supérieure au seuil de potentiel au niveau du cône axonique, il y a déclenchement et transmission d'un message nerveux (potentiels d'actions), si elle y est inférieure, aucun message nerveux n'est transmis.

6- Fonctionnement du circuit nerveux du réflexe myotatique

a) Le tonus musculaire

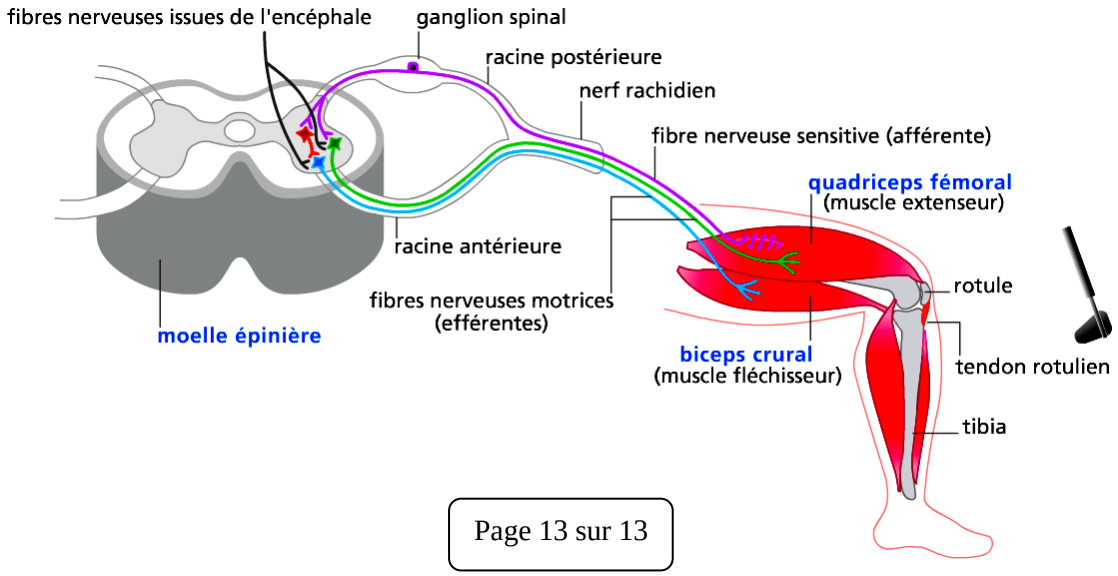
Au repos les fuseaux neuromusculaires ne sont pas totalement inactifs. Puisque les muscles squelettiques au repos, au niveau des articulations, sont légèrement étirés par la pesanteur, alors les fuseaux neuromusculaires présentent une légère activité sous forme d'une faible fréquence de PA. Ce faible message nerveux au repos, a pour conséquence l'émission permanente de messages nerveux moteurs à partir du centre nerveux vers le muscle lui imposant une légère contraction au repos, appelée le **tonus musculaire**.



b) La coordination nerveuse

Au cours du réflexe myotatique, la contraction du muscle étiré est accompagnée d'une chute du tonus du muscle antagoniste. Cette **coordination** de l'activité des muscles **antagonistes**, au cours du réflexe myotatique, rend plus efficace la réponse réflexe et s'explique par **l'innervation réciproque**. En effet les **messages nerveux sensitifs** provenant des fuseaux neuromusculaires du muscle étiré ont une **double action** :

- Ils **activent** directement les **motoneurones α** du même muscle et entraînent sa contraction.

Ce circuit excitateur est donc constitué de chaîne de deux neurones (un neurone sensitif **Ia** et un motoneurone **α**) s'articulant au niveau de la moelle épinière par une **seule synapse excitatrice**. C'est pourquoi le réflexe myotatique est dit réflexe **monosynaptique**.

- Ils **inhibent** les **motoneurones α** du muscle antagoniste par l'intermédiaire d'un **interneurone inhibiteur** situé dans la moelle épinière, ce qui entraîne la **chute du tonus de ce muscle**. Ce circuit inhibiteur formé de chaîne de trois neurones (un neurone sensitif Ia, un interneurone inhibiteur et un motoneurone α) s'articulant par **deux synapses l'une excitatrice et l'autre inhibitrice**, est un circuit **polysynaptique**.